

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 6 月 5 日現在

機関番号：12601

研究種目：特定領域研究

研究期間：2007～2012

課題番号：19060002

研究課題名（和文）葉の後期器官発生を司る統御系

研究課題名（英文）Mechanisms for late development of leaf primordia

研究代表者

塚谷 裕一（TSUKAYA HIROKAZU）

東京大学・大学院理学系研究科・教授

研究者番号：90260512

研究成果の概要（和文）：葉原基における細胞分裂後の分化、細胞伸長、形態形成に関わる諸現象のしくみについて、シロイヌナズナ及び新規モデル系のイグサ属及びアスパラガス属を使って解析を進め、従来の理解を覆す新知見を数多く明らかとした。その論文の多くが関連分野のトップジャーナルに掲載され、成果中、4本がF1000に選ばれた。

研究成果の概要（英文）：A number of new findings on mechanisms of differentiation, cell expansion, and morphogenesis in leaf primordia have been obtained from analyses of Arabidopsis thaliana and new model systems such as genera Juncus and Asparagus. These were totally new and some are breakthrough in understanding of molecular mechanisms of leaf organogenesis. The original reports on these findings have been published on top journals, and four of them were chosen by F1000.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	12,000,000	0	12,000,000
2008年度	12,000,000	0	12,000,000
2009年度	12,000,000	0	12,000,000
2010年度	12,000,000	0	12,000,000
2011年度	12,000,000	0	12,000,000
2012年度	12,000,000	0	12,000,000
総計	72,000,000	0	72,000,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生物科学・発生生物学（5806）

キーワード：葉、器官形成、アレスト・フロント、細胞分裂、細胞伸長

### 1. 研究開始当初の背景

本研究では、葉原基を、茎頂メリステムから派生した独自の細胞分裂領域としてとらえる。その上で、それが細胞伸長・分化系にいかにして統合的に切り替わるのかを、分子遺伝学的に解明することを計画した。本研究開始時までに、特定研究（植物多細胞系）「葉形態形成の分子機構」（H10-14年度）、基盤研究B(2)「植物特異的遺伝子群による葉形態制

御の分子メカニズム」（H12-14年度）、特定研究（植物の軸と情報）「葉の縦・横の決定機構」（H14-17年度）、基盤研究A「葉器官形成における細胞増殖統合システムの解明」（H17年度）、および学術創成研究「細胞間相互作用に基づく器官サイズ制御の分子基盤：補償作用の分子遺伝学的解明」（H18-22年度）の諸助成のもと、葉の二次元形態形成過程の解明に尽力してきた。その結果、縦と横、また

細胞伸長と細胞分裂という素過程の組み合わせとして、合計4つの制御系を明らかとし、またそれぞれの制御遺伝子が、植物に独特の遺伝子ファミリーをなすことを証明してきた。すなわち葉原基の発生制御系としては、分裂・伸長双方の制御系の因子を一通り、手中に収めている状態にあった。また関連研究との間で、どのような重要課題が残されているかを、検討すべく、基生研重点研究プログラムに基づき、「植物の分裂組織＝その研究の盲点と残された課題＝」と題したシンポジウムを開催した。これは昨2005年10月に奈良先端大・田坂教授と共催したもので、20を越える演題の会議を通じて課題の洗い出しと、共同研究の可能性が精査できた。本研究計画は、上記のような周到な準備に基づいて組んだものであった。

## 2. 研究の目的

葉の初期原基は、茎頂メリステムを遥かにしのぐ活発な細胞増殖をおこなっている。これは、やがて先端部から基部に向けて発せられる、あるいは移動すると想定されている未知の前線、「arrest front」によって抑えられ、やがて停止すると共に、個々の細胞が分化・伸長に向かうと考えられている。これは私たち自身による解析等からも強く支持される魅力的なアイデアであるが、そのarrest frontの正体は、現在もって全く不明のままである。そこで、本研究では、未開拓のテーマとして、

(1)arrest front によって、細胞の分裂と伸長がどのような制御を受けるのか。

(2)arrest front という仮想“前線”の実体は何か。

(3)arrest front 作用前の、葉原基における高い細胞分裂活性は何によるのか。

(4)arrest front を境として空間的に切り分けられる細胞分裂領域と細胞伸長領域とは、互いに独立なのかの諸点を解明し、葉という器官の後期発生を、一体としてまとまりのあるものに統合するシステムの理解を実現する。

## 3. 研究の方法

発生遺伝学・分子遺伝学的手法と解剖学的手法を組み合わせ解析を進めた。特にCre-Loxの系を応用し、KRP2の過剰発現型、あるいはan3の遺伝子型を持つ細胞をキメラ状に葉に持つ植物を作成した。その誘導型キメラ解析を活用し、いかにして細胞非自律的な制御がなされるのかを解明した。またイグサ属、アスパラガス属など新規モデル系を開発し、従来の理解を覆す新知見を得た。

## 4. 研究成果

キメラ解析によって葉原基における細胞分裂領域を正確に突き止め、それを区切る仮想前線 Arrest front が一定期間、特定の位

置に固定されていることを明らかにした。また細胞分裂の活性低下によって引き起こされる異常な細胞肥大(補償作用)が、細胞間シグナル伝達の制御下にあることを明らかにした。さらにANがTGNに局在して葉の横幅を制御すること、ROTペプチドが側生器官の長軸方向の位置情報に関わっていること、AN3が葉の原基における細胞分裂活性のみならず葉の向背軸決定や根のアイデンティティの抑圧にも関わっていることを解明した。またFUGU5/AVP1がピロリン酸代謝を通して葉の細胞分裂活性を担保していることや、葉縁における鋸歯の形成には、PIN1によるオーキシン極大の形成とCUC2によるその位置の安定化が必要であることを示した。さらに概日リズムの制御因子の一つPRR5が、避陰反応関連遺伝子の発現レベルの最大幅を制御することで、光環境に応じた葉柄伸長を制御していることを明らかにした。また以上の知見の応用として、枝でありながら葉に酷似した形態をとる特異器官「仮葉枝」について、枝に異所的に背腹性関連因子が発現することで、その背腹軸に沿った平面成長が実現していることを明らかとしたほか、単子葉植物に特有な、向軸面の性質を持たない単面葉において、シロイヌナズナでは知られていない独自の平面成長システムが転用されていることを解明した。これらは従来の理解を大きく覆す新知見である。以上の成果中、4本の論文がF1000に選ばれた。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計57件)

①Ferjani A, Segami S, Horiguchi G, Sakata A, Maeshima M, Tsukaya H. (2012)

Regulation of pyrophosphate levels by the H<sup>+</sup>-PPase is central for proper resumption of early plant development. *Plant Signal. Behav.* 7:38-42. 査読有り

doi: [10.4161/psb.7.1.18573](https://doi.org/10.4161/psb.7.1.18573)

② Nakayama H, Yamaguchi T, Tsukaya H (2012) Acquisition and diversification of cladodes: leaf-like organs in the genus *Asparagus*. *Plant Cell* 24: 929-940. 査読有り doi: <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.111.092924>

③ Kanei M, Horiguchi G, Tsukaya H. (2012) Stable establishment of leaf identity during embryogenesis in *Arabidopsis* by *ANGUSTIFOLIA3* and *HANABA TARANU*. *Development* 139: 2436-2446. 査読有り doi: [10.1242/dev.081547](https://doi.org/10.1242/dev.081547) July 1, 2012

④ Nakagawa A, Takahashi H, Kojima S, Sato N, Ohga K, Cha BY, Woo J-T, Nagai K, Horiguchi G, Tsukaya H, Machida Y and Machida C (2012) Berberine enhances

defects in the establishment of leaf polarity in asymmetric leaves<sup>2</sup> and asymmetric leaves<sup>1</sup> of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol* 79: 569–581. 査読有り doi: [10.1007/s11103-012-9929-7](https://doi.org/10.1007/s11103-012-9929-7)

⑤ Nakayama H, Yamaguchi T, Tsukava H. (2012) Cladodes, leaf-like organs in asparagus, show the significance of co-option of pre-existing genetic regulatory circuit for morphological diversity of plants. *Plant Signal. Behav.* 7: 961–964. 査読有り doi: [10.4161/psb.20913](https://doi.org/10.4161/psb.20913)

⑥ Ikeuchi M, Yamaguchi T, Kazama T, Ito T, Horiguchi G, and Tsukava H. (2011) ROTUNDIFOLIA4 regulates cell proliferation along the body axis in *Arabidopsis* shoot. *Plant Cell Physiol.* 52: 59–69. 査読有り doi: [10.1093/pcp/pcq138](https://doi.org/10.1093/pcp/pcq138).

⑦ Horiguchi G, Nakayama H, Ishikawa N, Kubo M, Demura T, Fukuda H, and Tsukava H (2011) ANGUSTIFOLIA3 plays roles in adaxial/abaxial patterning and growth in leaf morphogenesis. *Plant Cell Physiol.* 52: 112–124. 査読有り doi: [10.1093/pcp/pcq178](https://doi.org/10.1093/pcp/pcq178)

⑧ Horiguchi G, Mollá-Morales A, Pérez-Pérez JM, Kojima K, Robles P, Ponce MR, Micol JL, and Tsukava H. (2011) Differential contributions of ribosomal protein genes to *Arabidopsis thaliana* leaf development. *Plant J.* 65: 724–736. 査読有り DOI: [10.1111/j.1365-313X.2010.04457.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04457.x)

⑨ Ferjani A, Segami S, Horiguchi G, Muto Y, Maeshima M, Tsukava H (2011) Keep an eye on PPI: The vacuolar-type H<sup>+</sup>-pyrophosphatase regulates post-germinative development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 23: 2895–2908. 査読有り doi: <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.111.085415>

⑩ Ichihashi Y, Kawade K, Usami T, Horiguchi G, Takahashi T, Tsukava H. (2011) Key proliferative activity in the junction between the leaf blade and the leaf petiole of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Phys.* 157: 1151–1162. 査読有り doi: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.111.185066>

⑪ Minamisawa N, Sato M, Cho K-H, Ueno H, Takeuchi K, Kajiwaru M, Yamato KT, Ohyama K, Toyooka K, Kim G-T, Horiguchi G, Takano H, Ueda T, and Tsukava H. (2011) AUNGUSTIFOLIA, a plant homolog of CtBP/BARS, functions outside the nucleus. *Plant J.* 68: 788–799. 査読有り DOI: [10.1111/j.1365-313X.2011.04731.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04731.x)

⑫ Nelissen H., Fleury D., De Groeve, S.,

Bruno, L., Yamaguchi, T., Prinsen E., Cnops, G., Neyt, P., Bitonti, B., De Block, M., Witters, E., De Jaeger, G., Tsukava, H., Houben, A. and Van Lijsebettens M. (2010) Plant Elongator regulates auxin-related genes during RNA polymerase II transcription elongation. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA* 107: 1678–1683. 査読有り <http://www.pnas.org/content/107/4/1678.full.pdf+html>

⑬ Ichihashi Y, Horiguchi G, Gleissberg S, Tsukava H. (2010) The bHLH transcription factor SPATULA controls final leaf size in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 51: 252–261. 査読有り doi: [10.1093/pcp/pcp184](https://doi.org/10.1093/pcp/pcp184)

⑭ Nakayama H, Yamaguchi T, Tsukava H (2010) Expression patterns of AaDL, a CRABS CLAW ortholog in *Asparagus asparagoides* (Asparagaceae), demonstrate a stepwise evolution of CRC/DL subfamily of YABBY genes. *Amer. J. Bot.* 97: 591–600. 査読有り doi: [10.3732/ajb.0900378](https://doi.org/10.3732/ajb.0900378).

⑮ Kawamura E, Horiguchi G, Tsukava H. (2010) Mechanisms of leaf tooth formation in *Arabidopsis*. *Plant J.* 62: 429–441 査読有り DOI: [10.1111/j.1365-313X.2010.04156.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04156.x)

⑯ Kazama T, Ichihashi Y, Murata S, Tsukava H. (2010) The mechanism of cell cycle arrest front progression explained by a KLUH/CYP78A5-dependent mobile growth factor in developing leaves of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 51: 1046–1054. 査読有り doi: [10.1093/pcp/pcq051](https://doi.org/10.1093/pcp/pcq051)

⑰ Toriba T, Suzaki T, Yamaguchi T, Ohmori Y, Tsukava H. and Hirano H. (2010) Distinct regulation of adaxial-abaxial polarity in anther patterning in rice. *Plant Cell* 22: 1452–1462. 査読有り doi: <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.110.075291>

⑱ Kozuka T, Kobayashi J, Horiguchi G, Demura T, Sakakibara H, Tsukava H. Nagatani A (2010) Involvement of auxin and brassinosteroid in the regulation of petiole elongation under the shade. *Plant Physiol.* 153: 1608–1618. 査読有り doi: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.110.156802>

⑲ Yamaguchi T, Yano S, Tsukava H. (2010) Genetic framework for flattened leaf blade formation in unifacial leaves of *Juncus prismatocarpus*. *Plant Cell* 22: 2141–2155. 査読有り doi: [10.1105/tpc.110.076927](https://doi.org/10.1105/tpc.110.076927).

⑳ Furumizu C, Tsukava H. Komeda Y. (2010) Characterization of EMU, the *Arabidopsis* homolog of the yeast THO complex member HPR1. *RNA* 16: 1809–1817. 査読有り doi:

[10.1261/rna.2265710.](#)

㊦ Kawade K, Horiguchi G and [Tsukava H.](#) (2010) Non-cell-autonomously coordinated organ-size regulation in leaf development. *Development* 137: 4221-4227 査読有り doi: [10.1242/dev.057117.](#)

㊧ Usami T, Horiguchi G, Yano S and [Tsukava H](#) (2009) The more and smaller cells mutants of *Arabidopsis thaliana* identify novel roles for SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE genes in the control of heteroblasty. *Development* 136: 955-964. 査読有り doi: [10.1242/dev.028613](#)

㊨ Fujikura U, Horiguchi G, Ponce MR, Micol, JL, and [Tsukava H](#) (2009) Coordination of cell proliferation and cell expansion mediated by ribosome-related processes in the leaves of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 59: 499-508 査読有り doi: [10.1111/j.1365-313X.2009.03886.x.](#)

㊩ Horiguchi G, Gonzalez N, Beemster GTS, Inzé D, and [Tsukava H](#) (2009) Impact of segmental chromosomal duplications on leaf size in the grandifolia-D mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 60: 122-133. 査読有り DOI: [10.1111/j.1365-313X.2009.03940.x](#)

㊪ Cho, K.-H., [Tsukava, H.](#) and Kim, G.-T. (2008) Characterization of a dehydrogenase motif and an uORF in *Arabidopsis* ANGUSTIFOLIA gene. *Plant Biotech.* 25: 365-368. 査読有り [https://www.jstage.jst.go.jp/article/plantbiotechnology/25/4/25\\_4\\_365/\\_pdf](https://www.jstage.jst.go.jp/article/plantbiotechnology/25/4/25_4_365/_pdf)

㊫ Lin X, Minamisawa N, Takechi K, Zhang W, Sato H, Takio S, [Tsukava H](#) and Takano H. (2008) Isolation and characterization of the *Larix gmelini* ANGUSTIFOLIA (LgAN) gene. *Planta* 228: 601-608. 査読有り doi: [10.1007/s00425-008-0762-9](#)

㊬ Nagano AJ, Mitsue F, Makoto H, Momoko I, [Tsukava H](#), Mikio N, Hara-Nishimura I (2008) AtMap1: a DNA Microarray for Genomic Deletion Mapping in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 56: 1058-1065. 査読有り DOI: [10.1111/j.1365-313X.2008.03656.x](#)

㊭ Fujikura U., Horiguchi, G., [Tsukava, H.](#) (2007) Dissection of enhanced cell expansion processes in leaves triggered by defect in cell proliferation, with reference to roles of endoreduplication. *Plant Cell Physiol.* 48: 278-286. 査読有り

<http://pcp.oxfordjournals.org/content/48/2/278.full.pdf+html>

㊮ Tanaka H., Watanabe, M., Sasabe, M., Horoe, T., Tanaka, T., [Tsukava, H.](#),

Ikezaki, M., Machida, C. and Machida, Y. (2007) Novel receptor-like kinase ALE2 controls shoot development by specifying epidermis in *Arabidopsis*. *Development* 134: 1643-1652. 査読有り doi: [10.1242/dev.003533](#)

㊯ [Ferjani A](#), Yano S, Horiguchi G, and [Tsukava H.](#) (2007) Analysis of leaf development in *fugu* mutants of *Arabidopsis* reveals three compensation modes that modulate cell expansion in determinate organs. *Plant Physiol.* 144: 988-999. 査読有り doi: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.107.099325>

㊰ Fujikura U, Horiguchi G, [Tsukava H.](#) (2007) Genetic relationship between *angustifolia3* and extra-small sisters highlights novel mechanisms controlling leaf size. *Plant Signaling& Behavior* 2(5): 378-380. 査読有り <http://www.landesbioscience.com/journal/psb/article/4525>.

㊱ Cho, K.-H., Choi, H., Seki, M., Jun, S.E., Yi, Y.B., Shinozaki, K., [Tsukava, H.](#), and Kim, G.-T. (2007) DRL regulates adaxial leaf patterning and shoot apical meristem activity in *Arabidopsis*. *J. Plant Biol.* 50: 467-474. 査読有り DOI: [10.1007/BF03030684](#)

㊲ Stern MD, Aihara H, Cho K-H, Kim G-T, Horiguchi G, Roccaro GA, Guevara E, Sun J, Negeri D, [Tsukava H](#), Nibu Y (2007) Structurally related *Arabidopsis* ANGUSTIFOLIA is functionally distinct from the transcriptional corepressor CtBP. *Dev, Genes & Evol.* 217: 759-769. 査読有り <http://www2.hu-berlin.de/biologie/cytogen/paper1.pdf>

㊳ Breuer C, Stacey NJ, Roberts G, West CE, Zhao Y, Chory J, [Tsukava H](#), Azumi Y, Maxwell A, Roberts K, Sugimoto-Shirasu K (2007) BIN4, a novel component of the plant DNA topoisomerase VI complex, is required for endoreduplication in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 19: 3655-3668. 査読有り <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.107.054833>

[学会発表] (計 149 件)

① The 4<sup>th</sup> NIBB-MPIPZ-TLL Symposium *Arabidopsis and Emerging Model Systems* (2012年11月19日~21日 岡崎コンファレンスセンター)

[Hirokazu Tsukava](#), Kensuke Kawade, Mari Kanei, Masami Y Hirai and Gorou Horiguchi “ANGUSTIFOLIA3 governs “leaf” programs in *Arabidopsis*”

② 10<sup>th</sup> International Congress on Plant

Molecular Biology 2012 Jeju, Korea (2012 Oct. 21-26) H. Tsukava “Leaf” Programs Governed by AN3: Dorsoventrality, Leaf Identity, and Cell Proliferation in Leaf Primordial

③ The 23<sup>rd</sup> International Conference on Arabidopsis Research (ICAR) Hofburg Imperial Palace, Vienna Austria. (3-7 July, 2012) Hirokazu Tsukava “Organ level regulations of cell behaviors in leaves”

④ XVIII INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS (23-30 JULY 2011 MELBOURNE)

Hirokazu Tsukava

Developmental biologists and ‘housekeeping genes’: the whys and wherefores

⑤ 21<sup>st</sup> International Conference on Arabidopsis Research (June 6-10, 2010 Pacifico Yokohama) Hilde Nelissen, Steven De Groeve, Delphine Fleury, Pia Neyt, Leonardo Bruno, Beatrice Bitonti, Phillip Vandenbussche, Dominique Van Der Straeten, Takahiro Yamaguchi, Hirokazu Tsukava, Geert De Jaeger, Erwin Witters, Andreas Houben, Mieke Van Lijsebettens “PLANT ELONGATOR REGULATES AUXIN-RELATED GENES DURING RNA POLYMERASE II TRANSCRIPTION ELONGATION”

⑥ 同上会議

Ali Ferjani, Yukari Muto, Gorou Horiguchi, Masayoshi Maeshima, Hirokazu Tsukava “PYROPHOSPHATE OVER-ACCUMULATION IN FUGUS/AVP1 MUTANT INHIBITS CELL DIVISION EARLY AFTER GERMINATION AND INDUCES COMPENSATED CELL ENLARGEMENT”

⑦ 同上会議

Kensuke Kawade, Hirokazu Tsukava “CHARACTERIZATION OF INTERCELLULAR SIGNALING THAT COORDINATES CELL PROLIFERATION WITH POST-MITOTIC CELL EXPANSION DURING LEAF DEVELOPMENT”

⑧ 同上会議

Takahiro Yamaguchi, Hirokazu Tsukava “EVO-DEVO OF UNIFACIAL LEAVES IN MONOCOTS: MAKING OF FLATTENED LEAF BLADES WITHOUT ADAXIAL-ABAXIAL POLARITY”

⑨ Symposium Regulation of Plant Growth from CELLS to ORGANS to ORGANISMS (Universität Potsdam, Potsdam, Germany)

April 12<sup>th</sup>-14<sup>th</sup> 2010 Hirokazu Tsukava “Integration of cell proliferation and cell expansion in leaf organogenesis” (April 13<sup>th</sup>)

⑩ Plant Growth Biology and Modeling workshop Centro de Congresos “Ciutat d’ Elx” Elche, Spain (14 October, 2009)

Tsukava, H. “Integration of local information on leaf organogenesis”

⑪ 20<sup>th</sup> International Conference on Arabidopsis Research Edinburgh, Scotland, United Kingdom, 1st July 2009)

Kensuke Kawade, Gorou Horiguchi, Hirokazu Tsukava 「Leaf size is regulated by a cell-autonomous system linking cell proliferation and post-mitotic cell enlargement」

⑫ 第50回日本植物生理学会年会 名古屋大学東山キャンパス 名古屋市 (2009年3月21日～24日)

塚谷裕一 「葉の発生における細胞と器官の関係：統合システムの正体は何か？」

⑬ The 8<sup>th</sup> NIBB-EMBL Joint Meeting Evolution: Genomes, Cell Types and Shapes (2008年11月21日～23日：岡崎カンファレンスセンター)

Genetic Basis of Leaf Shape/Size Evolution Hirokazu Tsukava and Takahiro Yamaguchi

⑭ 同上会議

Evo-Devo of Unifacial Leaves in Monocots Takahiro Yamaguchi and Hirokazu Tsukava

⑮ The 55<sup>th</sup> NIBB Conference Arabidopsis Workshop 2008 “Frontiers of Plant Science in the 21<sup>st</sup> Century” Sep, 13-15, 2008. Okazaki Conference Center

Evolutionary Developmental Studies on Unifacial Leaves in Monocots

Takahiro Yamaguchi and Hirokazu Tsukava

⑯ 19th International Conference on Arabidopsis Research (Montreal, Canada (July 23-27, 2008)

UNKNOWN RELATIONSHIP BETWEEN LEAF-CELL SIZE AND PLOIDY LEVEL

H. Tsukava

⑰ 第49回日本植物生理学会年会 札幌コンベンションセンター 札幌市 (2008年3月20日～22日)

塚谷裕一 「細胞伸長、細胞分裂と核内倍加をつなぐ未知の統合システム：補償作用と倍数体の解析から見えてきたもの」

⑱ Pre-Symposium of East Asian Society of Plant Taxonomists “Evo-Devo & Phylogenetics, Regional Floristic Studies” 韓国・Chungbuk National University, Chung-Ju, Korea での国際シンポジウム (2007年10月5日)

Hirokazu Tsukava “Mechanisms of leaf size evolution in terms of ploidy level”

⑲ 同上国際シンポジウム

Hirokazu TSUKAYA and Takahiro YAMAGUCHI “Evo-Devo of leaf shape control with a special emphasis on unifacial leaves”

⑳ Plant Biology & Botany 2007 JOINT CONGRESS (July 7-11, 2007) Hilton

Chicago, U. S. A. Tsukava, Hirokazu 「How leaf size and shape are controlled? . . . Genetic analyses of Arabidopsis mutants as an attempt to answer the question」

⑩ 18th International Conference of Arabidopsis Reserch Beijing, China (June 20-23, 2007)

Ali Ferjani, Naoko Ishikawa, Tetsuya Hisanaga, Ushio Fujikura, Minoru Kudo, Taku Demura, Hiroo Fukuda, Gorou Horiguchi, Hirokazu Tsukava 「Analysis of compensation reveals three different modes that modulate cell expansion in determinate organs.」

⑪ 同上国際会議

18th International Conference of Arabidopsis Reserch Beijing, China (June 20-23, 2007)

Hirokazu Tsukava, Christian Breuer, Keiko Sugimoto-Shirasu 「Organ size, cell size and ploidy: how an increase in ploidy promotes cell and organ growth?」

〔図書〕 (計 9 件)

① 巖佐庸、齊藤成也、倉谷滋、塚谷裕一 (編) (2013) 『岩波生物学辞典』第 5 版、2171 頁

② 進化学会編 (2012) 『進化学事典』共立出版、(齊藤成也、巖佐庸、遠藤一佳、大島泰郎、河田雅圭、倉谷滋、塚谷裕一、長谷川真理子、疋田努、深津武馬、三中信宏、矢原徹一編) 975 頁

③ 塚谷裕一 (2009) 駒嶺穆総編集 『植物ゲノム科学事典』朝倉書店、分担執筆.

④ 塚谷裕一 (2009) 「3 植物のかたち (分担)」、石井龍一、岩槻邦男、竹中明夫、土橋豊、長谷部光泰、矢原徹一、和田正三編集 『植物の百科事典』朝倉書店、分担執筆

⑤ 塚谷裕一、山口貴大 (2009) 第 8 章 8.5 「シロイヌナズナとイグサの葉の形態形成を究める」 pp. 159-161 吉川寛、堀寛編 『ゲノム時代のモデル生物』化学同人、262 頁 分担執筆.

⑥ 塚谷裕一、荒木崇 編著 (2009) 『植物の科学』放送大学教育振興会、(第 1 章 pp. 10-27; 第 6 章 pp. 94-112; 第 9 章 pp. 140-155; 第 15 章 pp. 242-258.)

⑦ Ferjani, A, Yano, S, Horiguchi, G and Tsukava, H (2008) Control of leaf morphogenesis by long- and short-distance signaling: differentiation of leaves into sun or shade types and compensated cell enlargement In: Plant Growth Signaling, Eds. by L. Bögre & G. T. S. Beemster (Plant Cell Monograph series, #10), pp. 47-62. Springer.

○取得状況 (計 1 件)

名称: ブラシノステロイド合成に関与する遺

伝子

発明者: 塚谷裕一、Gyung-Tae Kim

権利者: 同上

種類: 特許

番号: 特許 4064184 号

取得年月日: 平成 20 年 1 月 11 日

国内外の別: 国内

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.biol.s.u-tokyo.ac.jp/users/bionev2/jp/index-jp.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

塚谷 裕一 (TSUKAYA HIROKAZU)

東京大学・大学院理学系研究科・教授

研究者番号: 90260512

(2) 研究分担者

Ferjani Ali (Ferjani Ali)

東京学芸大学・教育学部・助教

研究者番号: 20530380